

ГЕНЕТИКА В ЛЕНИНГРАДСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

М. Е. Лобашев

Для ученого нет более убедительного доказательства правильности научной теории, чем свершение предсказанных ею событий. 50 лет существования Советского государства и его прогресс являются прямым доказательством правильности теории марксизма-ленинизма. Великая Октябрьская социалистическая революция показала величайшее значение теории для практики.

Ленинградский университет может гордиться тем, во-первых, что он находится в городе — колыбели Октябрьской революции, и, во-вторых, тем, что он выдал диплом ученого величайшему гению новой социальной эры — В. И. Ленину.

В стенах Ленинградского университета выросло много классиков науки и зародились многие новые разделы наук.

Из истории университетской генетики

Местом официального рождения генетики в России можно считать Санкт-Петербургский, Петроградский, Ленинградский университет.

16 сентября (с. ст.) 1913 г. ректор Санкт-Петербургского университета довел до сведения профессоров и преподавателей, что в среду, 18 сентября, от 2 до 3 часов дня, приват-доцент Ю. А. Филиппенко прочтет вступительную лекцию к впервые введенному в университетах России курсу «Генетика». С осени 1916 г. курс генетики был отнесен к числу рекомендуемых для студентов, избравших специальность зоологии.

Первая в России докторская диссертация по генетике была защищена 15 ноября (с. ст.) 1917 г. на публичном собрании физико-математического факультета Петроградского университета соискателем Ю. А. Филиппенко на тему: «Изменчивость и наследственность черепа у млекопитающих».

В 1919 г. при Петроградском университете была создана первая в России кафедра генетики и экспериментальной зоологии, заведующим которой был избран Ю. А. Филиппенко. В 1920 г. Ю. А. Филиппенко организовал самостоятельную лабораторию генетики и экспериментальной зоологии при Петергофском естествонаучном институте (Старый

Петергоф). Таким образом, в 1969 г., когда Ленинградскому университету исполнится 150 лет, кафедра генетики и селекции ЛГУ может отметить свой 50-летний юбилей.

Хотя с самого начала кафедра и значилась как зоологическая, тем не менее генетические исследования на ней проводились не только на зоологических объектах (дрозофила, низшие ракообразные и др.), но и на высших растениях (пшеница, горох и др.).

19 мая 1930 г. скоропостижно скончался Ю. А. Филипченко, и новым заведующим был избран А. П. Владимирский.

В 1932 г. кафедра генетики и экспериментальной зоологии разделилась на две кафедры: генетики животных во главе с заведующим А. П. Владимирским и генетики растений — с заведующим Г. Д. Карпаченко. После смерти А. П. Владимирского в 1938 г. заведование кафедрой генетики животных было поручено Ю. И. Полянскому. После ареста Г. Д. Карпаченко в 1940 г. на кафедре ботанической генетики прекратилась всякая работа; вскоре перестала работать и кафедра генетики животных, так как началась Великая Отечественная война и заведующий кафедрой Ю. И. Полянский, сотрудники, аспиранты и студенты ушли на фронт.

В 1945 г. заведующим кафедрой генетики растений был утвержден Н. В. Турбин.

По возвращении Университета из Саратова в Ленинград заведование кафедрой генетики животных с входящей в нее лабораторией эмбриологии было поручено Н. Г. Светлову (1944 г.), а руководство кабинетом генетики животных при данной кафедре вернувшемуся из армии М. Е. Лобашеву (1946 г.).

После августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. из Университета были уволены генетики Ю. И. Полянский, Н. Г. Светлов и М. Е. Лобашев, а также активно поддерживающие генетику — физиолог Э. Ш. Айрапетянц и зоолог Г. А. Новиков. Ряд профессоров биологического факультета — С. В. Солдатенков, И. Х. Блюменталь, М. П. Прохорова, М. Ф. Иванов, Д. Н. Насонов, И. И. Соколов, Н. Л. Гербицкий — и другие сотрудники получили взыскания. Обе кафедры были объединены в одну под названием кафедры генетики и селекции и заведующим объединенной кафедрой был назначен Н. В. Турбин.

В 1954 г. на заведование был избран по конкурсу М. С. Навашин, а в 1957 г. — М. Е. Лобашев.

В развитии исследований на генетических кафедрах университета в разное время принимали участие, кроме упомянутых заведующих кафедрами, ряд замечательных ученых: В. М. Исаев, И. И. Соколов, П. П. Иванов, Ф. Г. Добржанский, А. И. Зуйтин, Т. К. Лепин, Я. Я. Лус, И. И. Канаев, Р. А. Мазинг, Н. Н. Медведев, А. А. Стрелков, Д. Н. Насонов, Б. И. Васильев, Г. А. Левитский, М. А. Розанова, А. П. Соколовская, О. С. Стрелкова, Л. И. Говоров, Дончо Костов, И. Ф. Шульженко и мн. др.

Генетические кафедры Ленинградского университета окончили около 250 специалистов. Из старшего поколения среди них ныне работающие крупные исследователи Я. Я. Лус, Н. Н. Медведев, А. А. Прокофьева-Бельговская, Ю. Я. Керкис, Н. Н. Колесник, Г. М. Пхакадзе, Ю. М. Оленов, Р. Л. Берг, И. А. Рапопорт, С. Н. Романов, Ю. Л. Горощенко и др.; из среднего, второго, поколения — Д. Ф. Габеев, Д. В. Лебедев, Т. С. Фадеева, К. В. Ватти, М. М. Тихомирова, О. В. Товстик, Н. А. Чуксанова, А. И. Жудина, И. И. Кикнадзе, Л. А. Чубарева и др.

Многие из генетиков, окончивших кафедру до 1941 г., погибли во время Великой Отечественной войны при защите Ленинграда и на других фронтах. Среди погибших смертью храбрых успевшие только всту-

пить на путь исследовательской работы молодые талантливые ученые: Ю. Муретов, В. Грацианский, Я. Евтюшкин, М. Павловец, Г. Розенштейн, С. Филиппченко, С. Лемкуль, В. Пискунов и мн. др. Сейчас они были бы в расцвете творческих сил. Память о них сохранится в истории нашей генетики.

Из младшего поколения советских генетиков, которое по времени окончания Университета и стажировки в аспирантуре является как бы третьим поколением, могут быть названы: Л. А. Алексеевич, Л. Ф. Андреева, Е. С. Беляева, Ю. Б. Вахтин, Ю. А. Волчков, И. Е. Воробцова, Н. В. Ворошилов, М. Д. Голубовский, И. С. Губенко, И. А. Захаров, Т. Н. Игнатова, С. Г. Инге-Вечтомов, Л. З. Кайданов, К. В. Квитко, Г. А. Кириллова, С. А. Кожин, Т. Н. Кожина, В. В. Кушев, Е. А. Лотош, Е. М. Лучникова, Ф. М. Матвеева, С. Е. Подставск, Я. П. Райпулис, Б. В. Симаров, В. Г. Смирнов, Т. Р. Сойдла, С. П. Соснихина, И. М. Суриков, В. В. Тугаринов, В. И. Хропова, Р. И. Цапыгина, П. Я. Шварцман, Е. С. Щербаков, А. Л. Юдин. Все они активно участвуют в исследовательской работе по генетике.

В стенах Ленинградского университета получили генетическое образование иностранные студенты и аспиранты: С. П. Синха (Индия), М. Хашим-Ахмед (Ирак), Х. Тицу (Румыния), И. Шутка (Венгрия) и многие другие из многих других стран (Китай, ДРВ, Монголия, Польша, ГДР).

Окончившие кафедру генетики Ленинградского университета работают в различных научно-исследовательских учреждениях и высших учебных заведениях нашей страны, а также за границей.

Сотрудниками кафедры генетики было опубликовано большое число монографий, учебников и учебных пособий и свыше 2000 исследовательских работ, напечатанных как в отечественных, так и в зарубежных изданиях. В последние годы кафедра издает серию сборников «Исследования по генетике», третий выпуск которого и представляет собой данный том.

Из кафедры генетики вышел первый отечественный учебник «Генетика» (1929 г.), а еще раньше учебник «Изменчивость и методы ее изучения» (1923 г.) Ю. А. Филиппченко. Его же «Частная генетика растений» (часть 1-я, 1927 г.) и «Частная генетика животных» (часть 2-я, 1928 г.) были первыми в мировой литературе учебниками, обосновавшими частную генетику видов растений и животных как самостоятельные курсы. Учебное пособие «Экспериментальная зоология» (1932 г.) вышло уже после смерти автора и, к сожалению, было сопровождено насквозь предисловием «редактора» И. И. Презента, который, пользуясь методологической фразеологией, чернил полезное для советской науки дело. Кроме учебников, Ю. А. Филиппченко была составлена первая монография по генетическому анализу наследования количественных и морфологических признаков пшениц («Генетика мягких пшениц»); опубликована она была лишь посмертно (1934 г.).

А. П. Владимирский в 1928 г. издал книгу «Наследуются ли благоприобретенные признаки?», в которой были обобщены собственные и литературные экспериментальные данные относительно роли факторов внешней среды в индуцировании ненаследственных и наследственных изменений. В 1926 г. И. И. Соколов издал монографию «Половые клетки», в которой были обобщены достижения цитологии того времени.

Следует упомянуть, что в 1950 г. Н. В. Турбин опубликовал в издательстве «Советская наука» учебник «Генетика с основами селекции». Но этот учебник сыграл отрицательную роль в подготовке кадров генетиков, и автор впоследствии пересмотрел свои позиции.

В 1963 г. Ленинградский университет издал курс лекций «Генетика» с изложением основ современной научной генетики. В настоящее время вышло второе, дополненное издание этого учебного пособия. В 1967 г. положено начало изданию серии учебных пособий по специальным генетическим курсам, читаемым на кафедре. Первой такой книгой явилась «Генетика микроорганизмов» (И. А. Захаров, К. В. Квигко). Готовятся к печати учебные пособия по ряду других курсов: цитогенетике, генетике популяций, биохимической генетике, генетическому анализу, сравнительной генетике и др.

С участием сотрудников кафедры генетики и селекции организовывались различные генетические конференции, симпозиумы, а также курсы повышения квалификации преподавателей высшей школы.

Напомню, что генетическая конференция, проведенная в 1929 г. в Ленинграде, с приглашением зарубежных генетиков и оказавшаяся по существу первым съездом специалистов—генетиков нашей страны, была организована Ю. А. Филиппенко. Он же выступал с основным докладом об успехах генетики.

В 1961 г. по согласованию с МВО РСФСР кафедра генетики и селекции ЛГУ подготовила первую межвузовскую конференцию по экспериментальной генетике. Были изданы тезисы докладов. Оргкомитет ставил своей задачей объединить усилия генетиков всех направлений, обобщить имеющиеся достижения, показать необходимость генетики для решения теоретических и практических задач биологии и сельскохозяйственного производства. Судя по заявленным докладам (более 200) от различных научных учреждений из всех республик, она должна была быть второй Всесоюзной генетической конференцией. Однако силы, тормозившие развитие научной генетики в СССР, и в данном случае сыграли свою неблагоприятную роль: накануне открытия конференция была отменена.

После октябрьского Пленума ЦК КПСС в 1964 г. положение в биологической науке стало нормализоваться. МВССО СССР была введена новая программа преподавания курса генетики в университетах. В стране возросло внимание к генетической специализации, повысился интерес к генетике и среди молодежи. МВССО РСФСР в течение многих лет оказывало и оказывает большую помощь кафедре генетики Ленинградского университета. Это дало возможность в настоящее время решать проблему подготовки кадров для кадров и нормализовать учебный процесс.

К настоящему времени на кафедре официально имеется три специализации — по генетике животных, генетике растений и генетике микроорганизмов, но фактически студенты специализируются еще и по цитогенетике. Соответственно специализациям организованы лаборатории при Петергофском биологическом институте, где ведутся исследования научными сотрудниками, аспирантами и студентами. Заведующими лабораториями избираются научные сотрудники, которые в порядке общественного поручения исполняют эти обязанности.

В педагогическом процессе участвуют как преподаватели кафедры, так и научные сотрудники лабораторий. Это дает возможность молодым научным сотрудникам расширять свой кругозор, формировать приват-доцентские курсы и вовлекать студентов в исследовательскую работу.

Для чтения на кафедре факультативных генетических курсов приглашаются ученые из других научных учреждений. На протяжении последних лет такие лекции читали: Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. А. Прокофьева-Бельговская, С. И. Алиханян, П. М. Жуковский, С. Е. Бреслер;

Ю. М. Оленов, И. И. Соколов, Н. А. Крышова и др. Нередко на кафедральных семинарах выступают иностранные ученые (А. Мюнцинг из Швеции, Ш. Ауэрбах из Англии, Сакаи из Японии и др.), что дает возможность устанавливать широкие научные контакты.

На кафедре осуществляется чтение следующих курсов:

- 1) общая генетика (М. Е. Лобашев);
- 2) генетический анализ (В. С. Федоров, К. В. Ватти, Ю. А. Волчков);
- 3) сравнительная и частная генетика растений (Т. С. Фадеева);
- 4) сравнительная и частная генетика животных (К. В. Ватти);
- 5) сравнительная и частная генетика микроорганизмов (К. В. Квитко, С. Г. Инге-Вецтомов, В. Н. Хропова);
- 6) математическая генетика (М. М. Тихомирова);
- 7) цитогенетика (В. Г. Смирнов, Е. С. Щербаков, Г. А. Кириллова, В. Н. Цапыгина);
- 8) биохимическая генетика (С. Г. Инге-Вецтомов);
- 9) радиационная генетика (Ю. А. Волчков);
- 10) генетика популяций (Л. З. Кайданов, Н. В. Тихофеев-Ресовский);
- 11) фенотипика (онтогенетика) (М. Е. Лобашев, Н. В. Тихофеев-Ресовский);
- 12) спецкурсы по генетике (С. Н. Нарбут и др.).

Все студенты проходят генетический и цитологический практикумы, а также практикум по генетике микроорганизмов, выполняют и защищают курсовые и дипломные исследования. Для этого курса проводится семинар, на котором студенты выступают с реферативными докладами по различным проблемам генетики. Это дает возможность научить студентов собирать литературу, реферировать ее и синтезировать накопленные факты в систему, а также докладывать научные сведения. Фактически данный семинар является научно-учебным для всех сотрудников кафедры, поскольку он обычно сопровождается общей научной дискуссией.

Наличие научных лабораторий при кафедре дает возможность преподавательскому составу заниматься исследовательской работой, научным сотрудникам вести педагогическую работу и проходить стажировку ассистента. Данный метод подготовки кадров предупреждает академическую ограниченность исследователей без утраты преимуществ узкой специализации. Организация преподавания и научно-исследовательской работы по единому плану очень полезна и для роста научной молодежи, так как студенты непрерывно находятся в научном коллективе и в кругу различных научных интересов и достижений.

Как и многие другие работники науки, я считаю, что организация теоретических институтов в отрыве от учреждений,готавливающих кадры, является нерациональной тратой средств. Кадры и средства не должны разделяться. Главной силой движения науки остается творческая молодежь, которая воспитывается высшей школой. Молодежь смело ищет новое и не дорожит традициями, подчас тормозящими движение научной мысли. Вузы имеют возможность оставлять при кафедрах лучших из подготавливаемых специалистов. Однако чаще всего в вузах недостает средств и штатов для развертывания исследовательских работ, что тормозит творческую инициативу и рост молодежи и, конечно, развитие теоретической мысли. Специализированные институты, решая важные специальные задачи, не могут представить молодежи свободу для творческого поиска. Главным же «оборудованием» в исследовании всегда остается творческая голова с широким поиском.

Направление исследований

Направление исследования, как правило, определяется научными интересами руководителя, но это не во всех случаях оправданно. Поддержка научного поиска молодежи со стороны руководителей университетской генетики была характерной чертой их метода руководства. Это, однако, не означало, что они не оказывали влияния на формирование идей и интересов начинающих ученых.

В первые годы работы кафедры и петергофской лаборатории главной проблемой было изучение изменчивости вариационно-статистическими методами. Ю. А. Филипченко делил изменчивость на индивидуальную и групповую. Изменчивость исследовалась в плане возрастной ее зависимости. При этом на низших ракообразных было установлено, что, как правило, молодые формы гораздо менее изменчивы, чем взрослые. Это же было подтверждено исследованиями на комарах *Culex hirticornis* и на растениях *Pisum sativum* и *Eruca sativa*. Таким образом было выяснено, что индивидуальная изменчивость с возрастом нарастает, однако из этого правила есть исключения.

Второй исследованной проблемой было изучение зависимости индивидуальной изменчивости от пола организма. У мужского пола изменчивость оказалась выше. Позднее П. Г. Светлов установил и меньшую рецессивность мужского пола у дрозофилы и ряда других животных. Возможно, что между рецессивностью организмов и размахом модификационной изменчивости есть положительная корреляция. Этот вопрос представляет большой интерес в эволюционно-генетическом плане.

Третий вопрос, который разрабатывался на нашей кафедре в начале 20-х годов, — проверка двух положений Дарвина: 1) о большей степени изменчивости видовых признаков по сравнению с родовыми и 2) о большей изменчивости широко распространенных видов из богатых видами родов. Исследование Ю. А. Филипченко на низших насекомых *Collembola* показало, что первое положение Дарвина справедливо; второе в данном случае не подтвердилось.

Наряду с указанными вопросами в сравнительном плане исследовалась изменчивость вегетативных и генеративных органов у растений, а также внутренних и наружных органов у животных. Приходится сожалеть, что интерес к исследованиям модификационной изменчивости в широком, общебиологическом, плане сейчас утрачен.

В первых же работах кафедры и петергофской лаборатории в 20-х годах был поставлен вопрос о наследовании количественных признаков у мягких (Ю. А. Филипченко) и твердых (Т. К. Лепин) пшениц. Исследования генетики количественных, а затем и качественных признаков пшениц продолжались все 20-е годы и до конца жизни проф. Ю. А. Филипченко. В результате этих работ было изучено взаимодействие полимерных генов, определяющих длину колоса пшеницы, описан характер наследования генов, детерминирующих ряд морфологических признаков, и на примере создания сорта «Петергофка» было впервые продемонстрировано значение комбинативной изменчивости для синтетической селекции.

Те же вопросы в 1924 г. и позже исследовались на дрозофиле. Это привело к постановке и изучению специальной проблемы плейотропии мутантных аллелей генов у *Drosophila melanogaster* (Ф. Г. Добржанский).

Серия работ кафедры была выполнена по фенотипике и изменчивости мутантных признаков. Эта проблема заинтересовала коллектив кафедры с эволюционной и практической точек зрения. Некоторые исследователи, в том числе и Ю. А. Филипченко, ошибочно предполагали,

что мутантизм признали не затрагивают таксономических признаков и лишь модифицируют их в поздней фазе развития. В связи с этим проводились исследования по феногенетике колоса пшеницы (Ю. А. Филиппенко), критического периода развития мутации *vestigial* (С. Савельев), а также анализировалось развитие имажинальных дисков у различных глазных мутантов (*Lobe^c*, *eyless²*, *glass²*) в сравнении с нормой у дрозофилы (Н. Н. Медведев). Результаты последней работы вошли во многие монографии и были опубликованы позднее (1935 г.).

Кроме этого типа работ, сотрудниками кафедры велись исследования по изучению изменчивости аборигенного скота в Казахстане, Киргизии, а также в Монголии. Хотя данные работы субсидировались по линии КЕПС, но сотрудниками экспедиций по совместительству были работники кафедры (Я. Я. Лус, Ф. Г. Добржанский, А. И. Зуйтин, Н. Н. Медведев и др.).

Второе десятилетие (1930—1940 гг.) характеризуется так же, как и первое, изучением различных аспектов изменчивости. По линии ботанической генетики под руководством Г. Д. Карпеченко, Г. А. Лезитского, Дончо Костова, М. А. Розановой велись цитологические исследования, а также работы по частной генетике, отдаленной гибридизации и экспериментальной систематике. Изучалось влияние ионизирующей радиации на поведение хромосом в мейозе и митозе, на течение мейоза у отдаленных гибридов табака и пшеницы, на эволюцию каротиона, а также роль и распространение полиплоидии (география спонтанной полиплоидии) у диких видов растений. Эти последние работы, выполненные М. А. Розановой, А. П. Секоловской и О. С. Стрелковой, вскрыли различия в частотах встречаемости полиплоидов в центре и на границах распространения вида, а также в зависимости от климатических факторов. Они явились большим вкладом в познание значения полиплоидии в завоеваниях видом новых ареалов. Результаты этих исследований приобретают еще большее значение в настоящее время.

В монографиях Г. Д. Карпеченко (1935 г.) и Дончо Костова (1938 г.) сделаны первые сводки по цитогенетике отдаленных гибридов на уровне мировой науки того времени.

На той же кафедре велись исследования и по частной генетике растений: генетике льна (Д. В. Лебедев), наследованию пола у конопли (Д. Ф. Габс) и др.

На кафедре генетики животных основные направления работ развивались в 1930—1940 гг. в плане изучения индуцированного мутационного процесса. Первое исследование этого рода, начатое в 1932 г., касалось изучения влияния асфиксан и химических веществ (аммиака) на мутационный процесс и уксусной кислоты на первичное нерасхождение хромосом у дрозофилы (М. Е. Лобачев). На том же объекте велись исследования географической мутационной изменчивости популяций (Ю. Муретов), спонтанной хутабельности I и III хромосом (Р. А. Мазинг и Р. Л. Берг), адаптивного значения гетерозигот по детальным мутациям (Р. А. Мазинг), влияния контрастной смены температуры на индуцирование мутаций (А. И. Зуйтин), индуцированных рентгеноморфов (В. Грацпанский), индуцирования семидетальных мутаций и мутаций жизнеспособности (Ф. А. Свиринов) и зависимости их проявления от температуры, зависимости первичного нерасхождения хромосом от дозы облучения рентгеновыми лучами (Я. Евтискин), зависимости возникновения транслокацией на разных стадиях развития половых клеток (В. Богаченко), комбинированного действия рентгеновых лучей и температуры (М. Павловец), зачаткового отбора и ряд др.

Многие из указанных работ были опубликованы в «Трудах Ленинградского общества естествоиспытателей» и поэтому остались малоде-

ступными для широкого круга читателей. Напомним, что уже в те годы был получен мутагенный эффект у имаго дрозофилы под влиянием удушья. Некоторые из этих исследований не утратили своего значения до сих пор, а часть из них получила блестящее подтверждение в дальнейшем развитии генетики (в частности, по химическому мутагенезу, кислородному эффекту и др.). Так, после разработки Мёллером на дрозофиле метода количественного учета летальных мутаций (метод СВ) и эффективного действия рентгеновых лучей, физическая концепция механизма мутаций стала общепринятой. И лишь отдельные ученые, в числе которых были сотрудники нашей кафедры, отстаивали физиологическую — биохимическую концепцию. Надо напомнить, что физиологическая концепция возникновения мутаций родилась под влиянием цитофизиологических исследований лаборатории Д. Н. Насонова — профессора Ленинградского университета.

В те годы близкие генетике вопросы изучались и на других кафедрах биологического факультета. В частности, на кафедре зоологии беспозвоночных Ю. Н. Полянский выполнил работу по изучению мейоза у инфузорий, он же совместно с А. А. Стрелковым исследовал на клоновом материале модификационную изменчивость инфузорий желудка животных. При этом экспериментально были показана роль модификации в процессе естественного отбора в искусственно создаваемой популяции (конкуренция линий).

А. Н. Трифорова, М. Ф. Вериндуб и др. на кафедре гидробиологии и физиологии разрабатывали очень важный раздел феногенетики, а именно — значение критических периодов в эмбриогенезе у рыб параллельно с изучением обменных процессов. Под руководством К. М. Дерюгина Н. В. Евронейцева исследовала изменчивость популяции рас бело-морской трески.

На кафедре геоботаники В. Н. Сукачев изучал роль внутривидовой наследственной и модификационной изменчивости растительных объектов в экспериментально создаваемых биогеоценозах.

Третье десятилетие и половина четвертого десятилетия (1941 — 1957 гг.) генетика в Ленинградском университете была представлена главным образом лысенковским направлением.

Однако сразу после окончания войны на кафедре генетики животных были восстановлены работы по индуцированному мутагенезу. В результате предвоенных и послевоенных исследований в этом направлении к 1947 г. на кафедре генетики была сформулирована паранекротическая (физиологическая) гипотеза мутационного процесса, основное содержание которой сводилось к тому, что как генные мутации, так и хромосомные перестройки, являются следствием нежизнеспособной репарации обратимо денатурированных структур хромосом. Предполагалось, что химические агенты и ионизирующая радиация наряду с необратимой денатурацией белков клетки вызывают также обратимую денатурацию. В последнем случае при репарации поврежденных хромосом мутации генов и перестройки возникают как нежизнеспособные исходному состоянию реверсии. При этом предполагалось, что мутация гена есть не прямая реакция гена на применяемый агент, как это следовало из физической концепции мутации гена, а вторичная — лишь как следствие сложных физико-химических процессов в клетке. Из гипотезы следовало несколько положений, которые изложены М. Е. Лобашевым в статье «Паранекротическая (физиологическая) гипотеза мутационного процесса» (1947 г.). В этой же статье был поставлен вопрос об эффективности мутагенов и адаптации к ним в процессе естественного отбора и онтогенетической адаптации. Делалась попытка связать факторы среды, определяющие направление отбора, и их мутагенную активность. Хотя

эта гипотеза и была построена на основе признания белковой структуры хромосом, т. е. без учета значения роли ДНК в их основе, тем не менее ряд ее положений остается в силе и применительно к ДНК. В пользу этой теории накопилось большое количество фактов.

После сессии ВАСХНИЛ (август 1948 г.) все работы этого направления были прекращены, и объединенная кафедра генетики и селекции, возглавленная Н. В. Турбиным, стала заниматься изучением биологии оплодотворения, биологических основ семеноводства и так называемой соматической гибридизацией путем переливания крови и прививок, а также рядом других специфических проблем, характерных для догматического направления советской генетики.

С 1957 г. в работе кафедры генетики произошли коренные перемены в направлении исследований. В результате огромного напряжения всего коллектива сейчас на кафедре в четырех генетических лабораториях при Петергофском биологическом институте ведутся исследования по трем основным проблемам:

- 1) физиология и биохимия мутационного процесса,
- 2) генетика высшей нервной деятельности и генетика поведения,
- 3) сравнительная и частная генетика.

1. Физиология и биохимия мутационного процесса

По этой проблеме исследования проводятся на различных объектах: дрозофилах, вьюшесушных мышах, томатах, землянике, хлорелле, дрожжах и др. Начальные исследования по физиологии мутационного процесса касались изучения влияния на мутации комбинированного воздействия мутагенов.

Применение дополнительного воздействия высокой температурой на облученных рентгеновыми лучами личинок и имаго дрозофилы в работах К. В. Ватти, М. М. Тихомировой и Н. М. Якуш впервые дало возможность доказать, что часть летальных мутаций только при облучении может не реализоваться и выявляется лишь при дополнительном воздействии другого, слабого, мутагена. На основе этих данных этими исследователями была сформулирована новая точка зрения на механизм возникновения мутаций, а именно — мутационный процесс при действии ионизирующих излучений протекает во времени. Даже слабый мутаген (высокая температура), примененный после облучения, значительно повышает мутагенную эффективность ионизации. Эти же авторы и Мохамед Хашим-Ахмед показали различие в возникновении мелких (возможно, и точковых) мутаций и крупных хромосомных перестроек при последовательном применении сильного и слабого мутагенов.

В работе целой группы исследователей (Ю. А. Волчков, С. П. Сурож, М. М. Тихомирская и К. В. Ватти) установлена генетическая корреляция между резистентностью разных линий дрозофилы к действию ионизирующей радиации и мутабельностью — с одной стороны, и между индуцированным кроссинговером, нерасхождением хромосом и хромосомными перестройками — с другой. В этих исследованиях выясняется также взаимная корреляция между генетической рентгенорезистентностью линий дрозофилы и частотой возникновения рентгенохорфозов.

На дрозофиле ведутся исследования также по химическому мутагенезу. Так, в работе П. Я. Шварцмана выясняется эффект фракционирования химического мутагена, зависимость доза—эффект и влияние генетической адаптации к мутагену на процесс возникновения рецессивных и доминантных летальных мутаций.

Г. А. Кирилловой разработан метод получения соматических мутаций у вегетативно размножаемого гаплоидного томата с последующим

переводом мутанта в диплоидное состояние. Накопление независимо возникающих мутантов на гомозиготной основе у высшего растения открывает возможность в дальнейшем поставить проблему анализа тонкой структуры гена.

Наиболее обширные исследования по физиологии и биохимии мутационного процесса проводятся на микроорганизмах (хлебопекарные дрожжи и хлорелла). Эти работы были начаты на кафедре генетики в 1959 г.

Группа К. В. Квятко, В. И. Хроповой и В. В. Тугаринова изучила в сравнительном плане мутагенное действие на *Chlorella vulgaris* ультрафиолетовых и рентгеновых лучей, этиленмина, нитрозометилмочевины, азотистой кислоты и других агентов. При этом установлены: 1) количественные различия в спектре пигментных мутаций и 2) более высокое мутагенное действие химических агентов по сравнению с ультрафиолетовым и рентгеновым облучениями; причем для нитрозометилмочевины доказано, что именно ее алкилирующий эффект ответствен за induction пигментных мутаций.

В результате многолетних работ создана коллекция пигментных мутантов хлореллы, состав пигментов которых охарактеризован хроматографически; из этих же мутантов выявлено функциональное значение отдельных пигментов. Кроме пигментных мутантов хлореллы создана коллекция аутогеографических мутантов, возникающих в аминокислотах (аргинин, лизин) и витаминах (тиамин, никотинамид), а также коллекция стрессоиндуцируемых мутантов, которые оказались довольно близки к таким же мутантам у хламидомонады. На адаптированных к стресс-фактору мутантах показана роль адаптации клетки к мутагену, которая снимает мутагенный эффект слабых доз, ранее полностью ледяных.

На основе серии работ с хлореллой была проведена селекционная работа, в ходе которой получены мутанты хлореллы с резко увеличенным количеством цистеина и значительным увеличением метионина.

Другая группа сотрудников лаборатории генетики микроорганизмов в составе С. Г. Инге-Венцова, Т. Р. Сейды, Б. В. Симарова, С. А. Кожина, Е. П. Райпулиса, Н. Н. Хромова-Борисова, В. В. Павленко и др. создала специальную генетическую систему у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. В качестве модели были выбраны два гена — ad_1 и ad_2 , контролирующие последовательные этапы в синтезе аденина. Мутации в этих локусах, приводящие к неспособности мутантов расти на среде без аденина, имеют одновременно и морфологическое проявление — накопление красного пигмента. Удобство этой системы позволяет решать вопросы как общей, так и биохимической и молекулярной генетики. Материалом для создания генетической модели у дрожжей послужили гаплоидные штаммы, полученные от инбредного диплоида, происходящего в свою очередь от производственной расы дрожжей XII. Созданная генетическая коллекция дрожжей насчитывает к настоящему времени свыше 1000 линий.

В результате изучения мутагенеза этой исследовательской группой (с использованием ряда упомянутых выше мутагенов) показано, что ген ad_2 мутирует в среднем в три раза чаще, чем ген ad_1 . По фенотипическому проявлению полученные мутанты (около 300) разбились на два неравных класса: 80% мутантов совершенно неспособны расти на среде без аденина (полные мутанты) и 20% способны расти на такой среде с некоторой, характерной для каждого мутанта, скоростью (частичные мутанты).

Изучение обратного мутирования в данных локусах позволило установить роль супрессоров в возникновении реверсий. Были обнаружены

доминантные суперсупрессоры, а также впервые показано существование полудоминантных и рецессивных суперсупрессоров. Анализ специфичности действия всех трех типов супрессоров показал, что механизм их работы, по-видимому, связан с нарушением аппарата трансляции в ходе белкового синтеза.

При исследовании взаимодействия аллельных мутаций в локусе ad_2 было обнаружено явление межаллельной комплементации, наличие которого свидетельствует о мультимерной структуре фермента, контролируемого этим геном. Карта межаллельной комплементации, построенная для гена, является самой подробной из всех опубликованных до настоящего времени подобных карт. Показано также, что способность аллелей к комплементации зависит от внутриклеточных факторов: например, изменение концентрации ионов калия и магния в среде приводит к нарушению комплементации некоторых комбинаций аллелей.

В ходе работы был получен ряд фактов, говорящих о действии генотипических факторов как на мутирование и проявление аллельных мутаций в генах ad_1 и ad_2 , так и на взаимодействие и аллельных, и неаллельных мутаций. Сюда в первую очередь относится впервые описанное явление индукции межаллельной комплементации в гене ad_2 в присутствии суперсупрессоров, не сцепленных с этим геном. Изучение этого явления позволило предположить, что часть мутаций в ad_2 является нонсенс-мутациями, а механизм действия суперсупрессоров заключается в осмыслении нонсенса.

Были обнаружены модификаторы, подавляющие действие суперсупрессоров. Они были названы антисуперсупрессорами. Оказалось, что эти же модификаторы действуют и на межаллельную комплементацию в ad_2 .

При генетическом анализе частичных мутантов (частичная способность расти на минимальной среде) было показано, что фенотип некоторых мутантов обусловлен взаимодействием «полных» мутаций с генами-модификаторами. Эти модификаторы находятся в исходном штамме дикого типа и частично исправляют возникающие полные мутации. Это говорит о том, что во крайней мере часть модификаторов имеет супрессорный эффект.

Кроме того, на системе ad_1-ad_2 впервые для дрожжей были обнаружены факты генетического контроля мутабельности.

В результате этой серии исследований была сделана попытка сформулировать гипотезу о неоднозначности функции гена (поливариантная функция гена). Суть ее заключается в том, что в результате нарушения аппарата трансляции под контролем одного гена может синтезироваться несколько вариантов белка.

Необходимым этапом в создании мутационных систем является построение тонких генетических карт. Для этого этим же коллективом исследователей разработана оригинальная методика картирования аллельных мутаций с помощью митотической рекомбинации: пока построена карта гена ad_1 и сейчас строится карта гена ad_2 . Исследование механизма митотической рекомбинации показало, что внутригенная рекомбинация осуществляется посредством конверсии.

Той же группой проводится генетическое изучение системы типов спаривания у дрожжей. Показано, что существуют гены, способные изменять фенотипическое проявление типов спаривания. На основе этих работ был разработан метод создания полиплоидной серии дрожжей. В настоящее время имеется полиплоидная серия дрожжей (от ди- до гексаплоидных), позволяющая исследовать общие генетические вопросы: эффект дозы гена, доминирование, гетерозис и т. п. Использование полиплоидов в генетических исследованиях на системе ad_1-ad_2 уже при-

несло хорошие результаты. Так, впервые использование триплоидов для изучения межallelльной комплементации позволило биологическим путем установить, что количество субъединиц в белке, контролируемом геном *ad₂*, должно быть не меньше трех. Интересные данные получаются и при изучении внутригенной рекомбинации у полиплоидов (сравнительно у диплоидов и тетраплоидов).

Комплекс исследований, проведенный на генетической системе у дрожжей, показателен в том отношении, что генетическими методами, на основе экстраполяции результатов генетического анализа, без применения биохимических методов исследования удается решать вопросы, относящиеся к компетенции молекулярной и биохимической генетики. Кроме того, высокая степень изученности генетической системы отдельного гена позволяет вплотную подойти к построению работающей системы генотипа, устанавливая взаимосвязь генов, определяющих основные генетические процессы: мутабилианность, рекомбинации, трансляции и комплементации. Это свидетельствует о том, что методы генетического анализа сохраняют огромный потенциал разрешающей силы познания биохимических процессов в генетических явлениях.

На другом объекте — дрожжеподобном организме *Polyblastus* sp. осуществляется создание методов для изучения проблемы цитодифференциации. На одном и том же штамме, имеющего по форме клеток диморфизм (диплоидная и информная формы), получают чисто клеточные и чисто цитоплазматические и изучают возможности их переходов друг в друга. Разработаны эффективные методы извлечения и отбора чисто клеточных форм. Показано, что частота клеточных мутантов, устойчивых на минимальной среде, растет диморфизма на полной или минимальной среде в зависимости.

Сотрудниками лаборатории цитогенетики Л. А. Чубаревой, Н. С. Щербаконим, В. Д. Симоненко и Р. П. Цапыгиной изучены хромосомные перестройки и хромосомный полиморфизм в ряде микропопуляций некоторых кровососущих мошек (*Simuliidae*). На основе анализа структуры гаметных хромосом с контрольной проверкой митотических и мейотических хромосом в различных микропопуляциях установлен полиморфизм по инверсиям, найден возрастающий ряд микрохромосом (*B*-хромосом) в природной популяции (геномный полиморфизм), обнаружено отсутствие регулярной сезонной динамики частоты встречаемости кариотипов с разным числом, но найденные достоверные изменения в разные сезоны года, отличающиеся по четности числа *B*-хромосом в наборе, установлены случайное распределение *B*-хромосом и их адаптивная ценность. Найден вид (*Eusimulium securiforme*) с набором хромосом $2n=4$, описана форма в природе с триплоидным набором хромосом. Эти работы являются подготовительными для экспериментального исследования микроэволюционных процессов.

Исследование физиологии и биохимии мутационного процесса в настоящее время осуществляется на нашей кафедре со следующих главных позиций: во-первых, сравнительное изучение мутагенов на основе учета мутаций на модели отдельных локусов в системе генотипа, во-вторых, изучение системного контроля клетки и целого организма в мутационном процессе, в-третьих, применение комбинированного действия мутагенов как способа анализа механизма различного типа мутаций (генных мутаций и хромосомных аббераций) и, в-четвертых, изучение эффективности мутагенов в зависимости от адаптации к ним.

2. Генетика высшей нервной деятельности и поведения

Одной из проблем, изучаемых сотрудниками кафедры генетики, является генетика высшей нервной деятельности и генетика поведения. Еще несколько лет тому назад эта проблема считалась уделом физио-

логии и экспериментальной психологии, и классическая генетика не претендовала на ее причастность к собственно генетическим проблемам. Однако в последние годы интерес к ней значительно возрос. Хотя давно было очевидным, что психические свойства человека и поведение животных генетически детерминированы, но у генетиков, как говорят, не доходили руки до этих вопросов. По мере того, как возрастает интерес к генетике человека, расширяются методы генетического анализа наследования различных свойств человека и он сам становится одним из главных генетических объектов, усиливается внимание к генетике поведения животных и человека. Коллектив кафедры уже несколько лет совместно с лабораторией генетики поведения Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР (в Колтушах) разрабатывает эту проблему в нескольких направлениях. Не имея возможности подробно останавливаться на каждом из них, укажу лишь главные.

Поскольку отдельные акты поведения, как правило, наследуются по типу количественных признаков, менделевский анализ их затруднен. Да и сама физиология поведения является комплексным выражением приобретаемой и врожденной деятельности организма. Поэтому встает задача селекционным методом создавать линии животных с наиболее элементарными реакциями и элементарными характеристиками нервных процессов, которые лежат в основе дискретных актов поведения оборонительного, пищедобывательного, полового или исследовательского характеров.

Нам представлялось наиболее правильным начать изучение наследственной детерминации поведения с исследования порогов возбудимости нервных элементов. Эти работы были осуществлены сначала В. Б. Савватеевым и В. В. Пономаренко при межпородных реципрокных скрещиваниях кур и впоследствии Г. Д. Головачевым на нервном проводнике. Здесь впервые удалось установить, что пороги возбудимости этих элементов наследственно детерминированы и наследуются по типу количественных признаков; при этом некоторые параметры возбудимости наследуются матрохлинно.

Большая серия работ проведена по генетическому полиморфизму природных популяций в отношении характеристики двигательной активности дрозофилы и поведенческой резистентности к инсектицидам (Е. М. Лучникова). В этой работе было показано, что поведенческая резистентность непосредственно зависит от наследственно детерминированной двигательной активности. Линии мух с низкой двигательной активностью более резистентны к ядам, чем линии мух с высокой активностью.

Более того, мы имеем теперь предварительные данные о том, что между поведением и эффективностью действия некоторых химических мутагенов есть прямая зависимость. Это дает нам основание перебросить мост от поведения к генетическим процессам. Поведение как активный процесс онтогенетической адаптации у животных одновременно является фактором, контролирующим генетические последствия, вызванные действием условий внешней среды.

Наиболее рельефно роль поведения в микроэволюционных процессах обнаруживается при изучении избирательности спаривания и половой конкуренции в искусственно создаваемых группах и сообществах животных. В серии исследований Л. З. Кайдановым в этом направлении показано значение типа высшей нервной деятельности у петухов в половой конкуренции и избирательности спаривания, а также роль уровня возбуждения и условного рефлекса в этих актах у дрозофилы. Генетический анализ половой активности у дрозофилы привел к созданию разных линий с повышенной и пониженной половой активностью

у самцов; в настоящее время проводится локализация генов, ответственных за половую активность.

Победа того или иного организма в борьбе за право оставления потомства, с генетической точки зрения, ведет к распространению генов победителя и, следовательно, к изменению концентрации определенных генов. Исследования этого рода раскрывают новый мир явлений, а именно влияние поведения на ход микроэволюции. Иначе говоря, эволюция для живых не пассивный процесс, а активный, связанный с активным выбором партнеров в панмиктической популяции и выбором среды обитания для потомства. Поведение определяет подбор родительских пар, что ограничивает момент случайности в популяции животных. Именно такой ход эволюции при наличии крупных мутаций, касающихся поведения, мог в конечном счете обеспечить происхождение разумного человека.

Само поведение является онтогенетическим выражением генотипа, но процесс расширения онтогенетических механизмов приспособления животных привел к качественно новому механизму передачи от поколения к поколению информации, опыта, приобретенного организмом в индивидуальной жизни. Эту форму функциональной передачи индивидуального опыта, т. е. адаптивных актов поведения, в поколениях мы назвали «сигнальной наследственностью». Эти работы ведутся на кафедре зоологии в целом масштабе, но усиленно разрабатываются в лаборатории генетики поведения Физиологического института АН СССР в Колтухах (Н. Г. Лопатина, Н. А. Никитина, Е. Г. Чеснокова и др.).

Поскольку первичная деятельность является координирующей деятельностью многоклеточного организма, то очевидно, что работоспособность и продуктивность сельскохозяйственных животных, их промышленная специализация, создаваемая в процессе селекции, так или иначе оказываются связанными с поведением.

В этом плане уже около 15 лет ведутся экспериментальные исследования, которые дали весьма любопытные результаты на курах. В опытах В. Б. Савватеева и В. В. Пономаренко была установлена породная изменчивость характеристики нервных процессов, тип наследования в гибридном поколении. В исследованиях Л. А. Алексеевич на курах анализируется генетическая детерминация и ведется селекция по одному акту поведения — задержке яйцекладки при экспериментальной смене условий. По этой реакции у кур наблюдается значительная изменчивость. Одни куры при смене условий надолго задерживают яйцекладку, другие же при любой смене условий «не тушуются» и в нормальные сроки откладывают яйцо. В настоящее время ведется селекция по данным двум реакциям и на этих линиях проводится анализ исследования и корреляции реакций с продуктивностью. Таким путем отыскиваются связи между поведением и продуктивностью, что создает возможность намечать новые направления селекционного процесса.

3. Сравнительная и частная генетика

Частная генетика, т. е. генетика отдельных видов, разрабатывалась сотрудниками кафедры одними из первых в нашей стране. Это направление ведет свое начало от работ Ю. А. Филиппенко, Т. К. Лепина и Б. И. Васильева в 1920—1930 гг. на мягких и твердых пшеницах, Г. Д. Карпеченко и М. А. Розановой на других объектах.

В настоящее время сотрудниками лаборатории генетики растений при Петергофском биологическом институте ведутся широкие исследования генетики ржи (В. С. Федоров, В. Г. Смирнов, С. П. Соснихина), земляники (Т. С. Фадеева, Н. М. Иркаева), редиса (С. И. Нарбут) и

других культур. Их стараниями созданы генетические коллекции линий, полученных как методом инбридинга, так и путем сбора образцов в нашей стране и за границей.

Частная генетика необходима как исходная информация о материале для селекции сортов. Кроме того, сопоставление генетики разных видов одного рода или разных родов одного семейства — сравнительная генетика открывает возможности установления филогении таксономических единиц, выявления генетического потенциала наследственной изменчивости видов в соответствии с законом гомологических рядов наследственной изменчивости, потенциала мутационной изменчивости, установления общих генетических механизмов и их эволюции в зависимости от биологических факторов, определяющих происхождение видов. В настоящее время наиболее полное исследование в указанном направлении проведено Т. С. Фадеевой с сотрудниками на роде *Fragaria*.

В. С. Федоров совместно с сотрудниками, кроме сбора коллекции мутантов диплоидной ржи, изучения их феногенетики и анализа групп сцепления, собрал значительную коллекцию линий автотетраплоидной ржи. Из нескольких форм автотетраплоидной ржи разного происхождения была составлена самовоспроизводящаяся синтетическая популяция. Благодаря удачной комбинации составляющих ее линий и свободному перопылению была преодолена частичная стерильность каждой из них, а вследствие пониженной комбинативной изменчивости автотетраплоидов лимиты вариабельности признаков продуктивности сохраняются при многолетнем воспроизведении. Начиная с осени 1962 г. в условиях производственных посевов эта синтетическая популяция ежегодно хорошо воспроизводится, и ее урожайность поддерживается на весьма высоком уровне. Площадь производственных посевов увеличена с 0,1 га в 1962/63 г. до 53 га в 1966/67 г. и до 150 га в 1967/68 г.

В среднем за указанные годы автотетраплоидная популяция превышала по урожайности диплоидный районированный сорт «Вятка» в 1,5—3 раза, достигая 35,8 ц/га (1964/65 г.). Даже в трудных климатических условиях 1965/66 г. в Северо-Западной зоне, когда наблюдалась массовая гибель озимых посевов ржи из-за вымокания и поражения снежной плесенью, данная популяция дала зерна 18,2 ц/га. Урожай текущего года оказался также хорошим (35—50 ц/га), несмотря на сильную засуху в ряде районов, где выращивалась эта популяция. Популяция характеризуется хорошей устойчивостью соломины к полеганию, значительным абсолютным весом зерна (44—60 г), высокими мукомольно-хлебопекарными качествами.

В исследованиях с редисом, ведущимися С. И. Нарбут, создана уникальная коллекция инбредных линий из сортов—популяций, прошедших отбор в десяти поколениях инбридинга. Каждая из этих линий представляет огромный интерес с точки зрения восполнения гомологических рядов наследственной изменчивости семейства крестоцветных рядом физиологических и морфологических мутантов, пригодных для изучения гетерозиса и других генетических явлений.

На этом я закончу обзор генетических и селекционных исследований, ведущихся на кафедре генетики, хотя я и вынужден был опустить описание целого ряда исследований по цитологии и кариосистематике, селекционные работы на курах и микроорганизмах в специальных целях, а также ряд других исследований.

Однако обзор мой был бы еще более неполным, если бы я обошел молчанием очень интересные исследования по генетике простейших, ведущиеся на кафедре зоологии беспозвоночных животных Ленинградского университета под руководством Ю. И. Полянского.

Особенности биологии инфузории *Paramecium caudatum* делают ее чрезвычайно удобным объектом при изучении вопросов взаимодействия ядра и цитоплазмы, клеточной дифференцировки, механизмов внутривидовой дифференцировки и генетических механизмов. Возможность скрещивания клонов парамеций определяется сложной системой типов спаривания и варьетов (сингенов). Конъюгировать между собой могут клетки клонов только комплементарных типов спаривания одного сингена. Тип спаривания парамеций, как правило, неизменно наследуется при агамном размножении. В работе Д. Б. Осипова из 33 природных популяций было выделено 413 клонов *P. caudatum* и обнаружено, что их типы спаривания относятся к 6 сингенам, причем каждый синген содержит по два типа спаривания, комплементарных друг другу. Клоны идентифицированных типов спаривания составили исходную коллекцию для проведения генетических исследований.

Генетический анализ исследования теплоустойчивости клеток инфузорий показал, что она отличается от чисто ядерного и цитоплазматического типов определения. Оказалось, что уровень теплоустойчивости клеток определяется характером дифференцировки макронуклеуса в период его развития и синкарiona.

Другим направлением генетических исследований инфузорий является изучение цитогенетики aberrантных типов полового процесса. В результате изучения большого количества комбинаций скрещивания клонов комплементарных типов спаривания было обнаружено, что при некоторых из них партнеры конъюгирующей пары преждевременно расходятся и материал реорганизации в части клеток идет по типу автогамии. При этом отмечены многочисленные aberrации в ходе процесса ядерной реорганизации при автогамии, не наблюдавшиеся при нормальной конъюгации тех же клонов. Сравнение нарушений хода ядерной реорганизации при автогамии и конъюгации позволяет исследовать механизмы, контролирующие отдельные этапы мейоза и реконструкцию нового ядерного аппарата.

Изучение карiotипа 400 клонов, полученных в результате aberrантных типов полового процесса, позволило обнаружить, что интерфазные микронуклеусы некоторых клонов отличаются от родительского (дикот) типа по ряду морфологических свойств и количеству содержащихся в них ДНК. Наряду с округлыми, крупными и богатыми хроматином ядрами обнаружены мелкие, светлые ядра коматовидной формы. Удалось выделить 11 морфологических типов интерфазных микронуклеусов. Тип организации микронуклеуса оказался клоальным признаком и стабильно поддерживался при продолжительном агамном делении и субклопировании клона. В дальнейшем имеется возможность изучать характер наследования морфологических признаков самого ядра (микронуклеуса). Изучена картина митотического цикла микронуклеусов разных морфологических типов. Отдельные этапы этого процесса у разных типов ядер проходят с различной скоростью. Чем меньше ДНК содержится в микронуклеусе, тем продолжительнее стадия телофазного ядра; чем больше хроматина в ядре, тем резче сокращается продолжительность стадии телофазы.

Итак, развитие генетики в Ленинградском университете отражает общий ход развития советской и мировой генетики: первый период был периодом начального генетического анализа, второй период — разработка доказательств хромосомной теории наследственности и третий — организация широких исследований тонкого строения гена. На всех этапах генетики Ленинградского университета посильно вносили свой, оригинальный, вклад в общее дело развития советской биологии.